

# Jäkälät ja niiden muuttuva ympäristö Fennoskandian alueella

**Saana Mattanen**

**LuK-tutkielma**

**Biologian tutkinto-ohjelma, ekologia**

**Oulun yliopisto 2021**

# Sisällys

<b>1 Johdanto</b> .....	2
<b>2 Jäkälät</b> .....	3
2.1 Morfologia ja symbioosi.....	3
2.1.1 Mykobiontti .....	3
2.1.2 Fotobiontti .....	4
2.1.3 Syanobakteeri fotobionttina .....	4
2.1.4 Kasvumuodot.....	5
2.2 Lisääntyminen ja dispersaali .....	6
2.2.1 Suvuton lisääntyminen.....	6
2.2.2 Suvullinen lisääntyminen .....	7
<b>3 Jäkälien ekologia ja sopeutumat pohjoiseen</b> .....	8
3.1 Pohjoiset kasvuympäristöt.....	8
3.2 Aineenvaihdunta .....	9
3.3 Toiminnallisia rooleja ekosysteemeissä.....	10
<b>4 Muutokset ympäristössä ja niiden vaikutukset jäkäläyhteisöihin</b> .....	11
4.1 Jäkälät bioindikaattoreina.....	11
4.1.1 Metsätalous .....	11
4.1.2 Ravinnelaskeuma .....	12
4.2 Ilmastonmuutos - lämpeneminen ja sadanta .....	12
4.3 Poronlaidunnus .....	13
4.3.1 Laidunnuksen vaikutukset .....	14
4.3.2 Laidunnuksen vaikutusten tutkiminen .....	15
<b>5 Usean globaalimuutostekijän yhteisvaikutus jäkäliden esiintymiseen</b> .....	16
<b>6 Tiivistelmä</b> .....	17
<b>7 Viitteet</b> .....	19

# 1 Johdanto

Jäkälät ovat monimuotoinen ja tärkeä osa maapallon eliöstöä, ja niiden levinneisyys ulottuu jokaiselle mantereelle arktisilta alueilta sademetsiin. Sammalet ja alkeelliset putkilokasvit kolonisoivat ensimmäistä kertaa maanpintaa noin 500 miljoonaa vuotta sitten ja uusimpien tutkimusten mukaan jäkälät kehittyivät vasta näiden jälkeen nykyisessä muodossaan asuttamaan habitataattilokeroja, jotka kasveilta jäivät käyttämättä (Berbee ym., 2020). Maailmanlaajuisesti jäkälälajeja arvioidaan olevan 18 000-20 000 lajia (Schmit & Mueller, 2007). Jäkälät kasvavat niukkaravinteisilla kasvupaikoilla kuten kivillä, puulla ja paljaalla maaperällä, yleensäkin habitaateilla, joissa ei ole kilpailua (Odland ym., 2018; Klein & Shulski, 2011).

Globaalin levinneisyyden sekä herkän ekologiansa myötä jäkäliä on voitu käyttää bioindikaattoreina ympäristön muutoksille aina teollistumisen alkua ajoista lähtien (Stenroos ym., 2011; Matos ym., 2017). Ilmastomuutoksen ja teollisuuden aiheuttamat muutokset ilmanlaadussa, habitaattien olosuhteissa ja ravinnetiloissa ovat monitoroitavissa jäkälien avulla nykypäivänäkin. Konkreettisia mittauksia ympäristönmuutoksista voidaan kartoittaa paikallisesti sekä globaalisti ekosysteemitasolla. (Matos ym., 2017). Jäkälien avulla voidaan kartoittaa ilmastomuutoksen vaikutuksia, mutta myös esimerkiksi vanhojen metsien ekologista tilaa (Nirhamo ym., 2021).

Tässä tutkielmassa perehdyn pohjoisen Fennoskandian alueen jäkälien ekologista asemaa koskevaan tutkimustietoon boreaalisella sekä arktis-alpiinisella kasvillisuusvyöhykkeellä, sekä tekijöihin, jotka vaikuttavat paikallisten jäkälälajien säilyvyyteen. Fennoskandian alue kattaa Skandinavian niemimaan, Suomen sekä Venäjän puolelta Itä-Karjalan sekä Kuolan niemimaan. Tutkielman alkuosassa esitän pääpiirtein mitä jäkälät ovat, sekä miten niiden morfologia, lisääntyminen, luokittelu sekä symbioosisuhde muotoutuvat. Tärkeänä osana seuraavat jäkälien ekologiset ominaisuudet ja sopeutumet, jotka mahdollistavat niiden menestymisen pohjoisilla ilmastovyöhykkeillä. Tämän jälkeen tarkastelen ilmastomuutoksen ja muiden kuormittavien ympäristötekijöiden vaikutuksia jäkäliin ja jäkälävaltaisiin ekosysteemeihin. Ilmastonlämpeneminen ja kasvillisuuden siirtyminen eteläisemmiltä ilmastovyöhykkeiltä pohjoisemmille uhkaa myös jäkälien lisäksi arktis-alpiinisten vyöhykkeiden tunturikasvillisuutta, mitä sivuan hieman tutkielman loppupuolella.

## 2 Jäkälät

### 2.1 Morfologia ja symbioosi

#### 2.1.1 Mykobiontti

Jäkälä muodostuu sieniosakkaan eli mykobiontin ja yhteyttävän leväosakkaan eli fotobiontin symbioosista. Mykobiontti on kotelo- (*Ascomycota*) tai kantasieniin (*Basidiomycota*) kuuluva sieni, josta muodostuu jäkälän kasvullinen osa. Fotobiontti, yleensä viherlevä tai syanobakteeri, sijaitsee rihmaston solukon seassa tai yhteyttävänä kerroksena jäkälöityneen sieniosakkaan pinnalla. (Stenroos ym., 2011, 2015).

Jäkälän kasvullinen osa eli sekovarsi (tallus) muuntelee ulkomuodoltaan hyvin paljon eri jäkäläryhmien välillä. Sekovarsi on yhtenäinen (homeomeerinen) tai kerroksikas (heteromeerinen). Homeomeerinen sekovarsi on rakenteeltaan homogeeninen, jossa leväosakas sijaitsee sienirihmaston solukon seassa. Heteromeerisessä sekovarressa on erotettavissa yhteyttävä fotobionttikerros, varren keskusta eli medulla ja uloimmat kuorikerrokset. Heteromeerisen rakenteen sienirihmasto voi muodostaa myös niin sanottua valetylppysolukkoa, jolloin rakenne voi muistuttaa ulkoisesti myös kasvien kudusrakenteita. (Büdel & Scheidegger, 1996; Stenroos ym., 2011, 2015).

Homeomeerinen rakenne on heteromeeristä rakennetta tehokkaampi veden otossa. Tämän takia homeomeeriset jäkälät voivat selviytyä hyvin kuivissa olosuhteissa ja saada tarvitsemansa veden tehokkaasti esimerkiksi aamu-usvan tai kalliolla virtaavan sadeveden kautta. Homeomeerisen rakenteen omaavat jäkälät eivät ole kilpailukykyisiä kosteissa ympäristöissä kuten metsänpohjalla, sillä maksimaalisen vedenottokyvyn mahdollistava rakenne syrjäyttää hiilidioksidin ottokykyä runsaan kosteuden läsnä ollessa ja rajoittaa jäkälän kasvua vähentämällä fotosynteesin tehoa. (Büdel & Scheidegger, 1996).

Heteromeeristen sekovarsien medullan soluseinien rakenne tuottaa hydrofobisia yhdisteitä, minkä ansiosta medulla pysyy ilmavana soluseinien ulkopuolisesta kosteudesta huolimatta. Kerroksellinen rakenne maksimoi hiilidioksidin assimilaatiokyvyn ja fotosynteesitehon

märilläkin kasvualustoilla. (Büdel & Scheidegger, 1996). Sekovarsi voi kiinnittyä alustaansa erilaistuneiden juurtumahapsien, ripsien ja rihmastojen avulla (Stenroos ym., 2011, 2015).

### 2.1.2 Fotobiontti

Fotobiontin tunnistaminen jäkälästä voi olla vaikeaa mykobiontin muuttaessa sen solurakennetta, mutta esimerkiksi *Trebouxia*, *Asterochloris* ja *Trentepohlia*-sukujen viherlevät ovat yleisimpiä jäkälissä esiintyviä fotobiontteja Skandinaavien alueella. Sienirihmasto ei yksinään kykene kehittymään jäkälän muotoon, vaan siihen vaaditaan sopivan fotobiontin läsnäolo lisäksi. (Stenroos ym., 2011, 2015).

Symbioosisuhteessa fotobiontti muodostaa yhteyttämällä sokeriyhdisteitä omaan ja sieniosakkaan käyttöön, sieniosakkaan mahdollistaessa fotobionttisoluille suojaa, vettä ja epäorgaanisia aineita, yleensä suoraan ilmakehästä tai sadevedestä (Stenroos ym., 2011, 2015). On myös mahdollista, että symbioosi koostuu useammasta sieniosakkaasta, kotelo- sekä kantasieniosakkaista yhdessä yhteyttävän fotobiontin kanssa (Jenkins & Richards, 2019).

### 2.1.3 Syanobakteeri fotobionttina

Viherleväosakkaiden lisäksi jäkälöityneen sienen fotobionttina voivat toimia myös syanobakteerit, esimerkiksi *Nostoc*-suvun syanobakteerit. Syanobakteerit sijaitsevat kefalodioissa, rakkomaisissa rakenteissa, jotka sijaitsevat jäkälän sekovarren pinnalla (esimerkiksi *Peltigera aphthosa*, pilkkunahkajäkälällä) tai jäkälän sisärakenteissa kuten pohjankorvajäkälällä (*Nephroma arcticum*) erillään viherleväosakkaista. (Rikkinen, 2013; Stenroos ym., 2011, 2015).

Syanobakteerit kykenevät sitomaan typpeä suoraan ilmakehästä, minkä avulla jäkälä voi menestyä hyvinkin vähäravinteisilla kasvualustoilla (Rikkinen, 2013; Stenroos ym., 2011, 2015). Typen sidonnalla on merkitystä pohjoisten ekosysteemien typpitaloudessa (Gavazov ym., 2010).

## **2.1.4 Kasvumuodot**

Jäkälät voidaan jakaa kasvutapansa ja sekovartensa morfologian mukaan kolmeen pääryhmään; rupijäkäliin, lehtimäisiin jäkäliin ja pensasmaisiin jäkäliin (Stenroos ym., 2011, 2015).

### **2.1.4.1 Rupijäkälät**

Rupijäkälät muodostavat hyvin yksinkertaisen, tiukasti alustanmyötäisen kasvuston, jossa niiden rihmat ujuttautuvat kivipintojen kiderakenteiden väleihin sekä puupinnoilla kaarnan solujen lomiin. Rupijäkäliltä puuttuu näin kokonaan alapinnan kuorikerros. (Büdel & Scheidegger, 1996). Rupijäkälät pystyvät asuttamaan hyvin karuja ympäristöjä, kuten paljaita kallionpintoja, joissa ne ottavat tarvitsemansa veden sadevedestä (Büdel & Scheidegger, 1996; Stenroos ym., 2015).

Jauhejäkälät (*Lepraria*) ovat yksinkertaisin rupijäkälien muoto, niiden järjestäytymätön sekovarsi on puuterimainen ja jäkälän sieni- ja leväosakasta ei ole erotettavissa rakenteesta. Kiven pinnan sisällä kasvavat (endoliittinen kasvutapa) sekä puiden pintasolujen väleissä kasvavat (endofyyttiset) rupijäkälät ovat rakenteeltaan järjestyneempiä. Niillä voi olla selkeä yläkuorikerros, joka suojaa rihmastoja kuivumiselta sekä selvästi erotettava fotobionttisolujen muodostama kerros rihmaston seassa. (Büdel & Scheidegger, 1996). Kehittyneimmät rupijäkälät muodostavat sekovarresta ulokkeita, jotka voivat olla irrallaan kasvualustastaan. Lehtimäisistä ja pensasmaisista jäkälistä ne eroavat kuitenkin edelleen alapinnan kuorirakenteen puuttuessa rupijäkälille ominaiseen tapaan. (Büdel & Scheidegger, 1996; Stenroos ym., 2015).

### **2.1.4.2 Lehtimäiset jäkälät**

Lehtimäisellä jäkälällä on selvästi erotettava ylä- ja alapinta, ne ovat litteitä sekä niiden ulokkeet monesti haaroittuvat. Lehtijäkälät kiinnittyvät kasvualustaansa vain osittain, toisin kuin rupijäkälät. (Büdel & Scheidegger, 1996; Stenroos ym., 2011). Yleisiä lehtimäisesti

haarovia jäkäliä pohjoisessa Fennoskandiassa ovat muun muassa isokarpeet (*Parmelia*), keuhkojäkäliät (*Loparia*), munuaisjäkäliät (*Nephroma*) sekä nahkajäkäliät (*Peltigera*). Kilpijäkäliät (*Dermatocarpon*) sekä napajäkäliät (*Umblicaria*) kasvavat omalaatuisesti ympyrän muodossa, kiinnittyen kasvualustaansa keskikohdastaan (niin sanotusta navasta, umblicus). (Ahti, 1989; Stenroos ym., 2011).

#### **2.1.4.3 Pensasmaiset jäkäliät**

Lehtimäisten jäkälien tapaan pensasmaisilla jäkäliillä on selvä kerrostunut rihmastorakenne. Ulokkeet voivat olla litteitä sekä muodokkaita, sekovarren muoto muuntelee vahvasti eri ryhmien ja lajienkin välillä hiusmaisista filamenteista sormimaisiin ulokkeisiin. Pensasmaisiin jäkäliin kuuluvat muun muassa torvijäkäliät (*Cladonia*), tinajäkäliät (*Stereocaulon*), hirvenjäkäliät (*Cetraria*) sekä naavat (*Usnea*) ja lupot (*Alectoria*, *Bryoria*). (Ahti, 1989; Büdel & Scheidegger, 1996; Stenroos ym., 2011).

Vahvasti pensoittuneilla jäkäliillä kokonaispinta-alaa on paljon tilavuuteen verrattuna, minkä vuoksi veden haihduntapinta-alaa on paljon suhteessa jäkälien massaan. Tämän takia pensoittuneiden jäkälien nestetasapaino vaihtelee nopeasti, kuivuminen tapahtuu nopeasti, mutta myös vedenotto ympäristöstä on tehokasta. (Büdel & Scheidegger, 1996; Stenroos ym., 2011). Esimerkiksi naavan ja lupon hiusmainen rakenne on tehokas aamu-usvan ja sumun kosteuden keräämiseen (Büdel & Scheidegger, 1996).

## **2.2 Lisääntyminen ja dispersaali**

### **2.2.1 Suvuton lisääntyminen**

Jäkäliät lisääntyvät sekä suvuttomasti että suvullisesti. Lehtimäiset ja pensasmaiset jäkäliät kykenevät muodostamaan suvuttomasti kasvullisia lisääntymisrakenteita, joiden avulla ne levittäytyvät uusille kasvualustoille. Kasvullinen leviäminen on tehokkaampaa suvulliseen lisääntymiseen verrattuna, sillä sekovarresta irronnut leviäin sisältää valmiiksi sekä sieni-

että leväosakkaan ja voi aloittaa suoraan kasvun uudella kasvualustallaan. (Stenroos ym., 2011; Ronnås ym., 2017).

Erilaisia vegetatiivisia eli kasvullisia lisääntymisrakenteita ovat isidiot (tappimaiset, korallimaiset ulokkeet), sorediot (niin sanottu jäkälämuru) sekä muun muassa erilaiset suomumaiset sekovarren osat (Büdel & Scheidegger, 1996; Stenroos ym., 2011; Ronnås ym., 2017). Kasvulliset lisääntymisosat leviävät tuulen ja veden mukana, hyönteisten kuljettamana sekä pitkiäkin matkoja muuttolintujen jalkoihin tarttuneena (Büdel & Scheidegger, 1996).

## **2.2.2 Suvullinen lisääntyminen**

Suvullinen lisääntyminen tapahtuu sieniosakkaalle ominaiselle itiöiden tuotannon kautta. Suurin osa jäkälistä kuuluu kotelosienten kaareen, joilla itiöt kehittyvät itiökoteloidissa eli askuksissa, jotka sijaitsevat itiöemässä. Itse itiöemä voi olla maljamainen (apoteekio) tai suppeampisuinen pullo (periteekio). Sekä itiöemän että itiöiden muoto, väri ja koko voivat olla apuna jäkälälajien tunnistamisessa. (Stenroos ym., 2011, 2015).

Kotelosienen kotelomaljassa eli apoteekiossa (tai kotelopullossa, periteekio) tapahtuu koteloiitiöiden eli askosporien kehittyminen. Kotelomaljan täyttävän itiöilavan (hymeenio) muodostavat itiökotelot (askukset) sekä lisärihmat (parafyysit). Hymeenion alla sijaitsee kotelomaljan pohjan muodostava hypoteekiokerros. Kotelomaljan päällimmäisenä kerroksena voi olla epiteekioksi kutsuttu pintakalvo. (Stenroos ym., 2011, 2015).

Suvullisen lisääntymisen hyötyjä ovat geenien rekombinaatio ja näin mahdollisuus sopeutua uusiin tai muuttuviin ympäristöolosuhteisiin. Uuden sekovarren kasvua voi kuitenkin rajoittaa symbioosiin sopivan fotobiontin löytäminen, itiön muodostava sieniosakas ei pysty yksin ilman fotosynteesiin kykenevää symbionttia aloittamaan sekovarren kasvatusta uudella kasvualustalla. Tällöin se on riippuvainen myös sopivan viherlevän (ja/tai syanobakteerin) levinneisyysalueesta. (Stenroos ym., 2011; Ronnås ym., 2017).



### 3 Jäkälien ekologia ja sopeutumat pohjoiseen

#### 3.1 Pohjoiset kasvuympäristöt

Jäkälät ovat monimuotoinen ryhmä ja niitä löytyy erilaisista ympäristöistä ympäri maailmaa, trooppisista ilmastovyöhykkeistä arktisiin. Jäkälät pystyvät kasvamaan kivipinnoilla, puulla sekä maassa. (Stenroos ym., 2015; Odland ym., 2018). Jäkälät tarttuvat erilaisin rihmoin kasvualustaansa, juurien puute kääntyy hyödyksi vaikeilla kasvualustoilla, kuten kivipinnoilla tai routa-ajan jäätyneessä maaperässä (Odland ym., 2018).

Fennoskandian boreaalisella kasvuvyöhykkeellä jäkälät asuttavat kuivia, hiekkapohjaisia karukkokankaita, vasta paljastuneita maanpintoja (esim. nousseet, karut suon pinnat, maanvyörymät) sekä kuivien havumetsäkankaiden pohjakerroksia. Myös vähempiravinteiset kasvualustat kuten puiden kuori ja kaarna sekä kallioiden pinnat, jotka altistuvat usein kuivuudelle muutoin mesotrofisessa ympäristössä ovat yleisesti jäkälien asuttamia. (Odland ym., 2018).

Puurajan yläpuolella, tunturipaljakalla ja laajemminkin niin sanotulla arktis-alpiinisella kasvillisuusvyöhykkeellä jäkälät asuttavat tuulenpieksemiä, tunturikankaita ja vähemmässä määrin tunturilumenviipyymiä. Skandien tunturialueella jäkälät ovat runsaita sisämaan ilmastollisesti lievästi mantereisilla alueilla. Näillä alueilla talviolosuhteet (vain kohtalaisen paksu lumikerros) sekä kuivemmat kesäolosuhteet pienemmän sadannan myötä suosivat jäkälää. (Odland ym., 2018). Suuri sademäärä voi olla stressitekijä kuivahkoihin ympäristöihin sopeutuneille jäkälälajeille. Tundralla maanpinnan ohut humuskerros pidättää vettä heikosti, joten myös tundrakasvillisuus sopeutunut ajoittaisiin kuivumisiin. Vettä ne saavat sadannan, pohjaveden sekä lumien sulamisvesien mukana. (Kemppinen ym., 2019).

Jäkälät menestyvät ympäristöissä, joissa kilpailua on vähän. Niiden symbioottinen rakenne, autotrofisuus sekä mahdollinen ilmakehän typen sidontakyky auttavat niitä asuttamaan hyvin oligotrofisia ja kuivia habitaatteja, joilla kilpailua elintilasta ei ole. (Odland ym., 2018; Klein & Shulski, 2011). Karuille habitaateille erikoistuminen pohjoisilla leveyspiireillä edellyttää sopeumia lyhyeen kasvukauteen, maan routimiseen, mataliin lämpötiloihin ja

pakkasiin, sekä vaihteleviin kosteus- ja valo-olosuhteisiin (Väre ym., 1995; Stenroos ym., 2011).

Jäkälät, toisin kuin putkilokasvit, ovat epifyyttisiä, -geeisiä tai -liittisiä kasvutavaltaan eli niillä ei ole juuria, joilla olla yhteydessä syvempään maaperään. Tämän takia jäkälien veden- sekä tarpeellisten hivenaineiden otto tapahtuu kasvupinnoilta sekä ilmakehästä. (Klein & Shulski, 2011, Stenroos ym., 2011). Ominaisuus on hyödyksi pohjoisessa Fennoskandiassa, jossa suurimman osan vuodesta maaperän lämpötila on hyvin alhainen, jolloin jäkälien aineenvaihdunta toimii kylmästä maaperästä huolimatta. Vertailukohteena putkilokasvit ovat yhteydessä sekä maanpinnan ylä- että alapuolisiin olosuhteisiin ja suurin osa kasveille tärkeistä veden ja ravinnonotosta tapahtuu maanpinnan alla, missä myös mykorritsojen kanssa muotoutuvat symbioosit toimivat. (Odland ym., 2018; Klein & Shulski, 2011). Maaperän alhainen lämpö ja routiminen yhdessä kylmän ilmaston kanssa rajoittavat siten putkilokasvien levinneisyyttä (Odland ym., 2018).

### **3.2 Aineenvaihdunta**

Jäkälät ovat kserofyyttisten ominaisuuksien myötä myös poikilohydrisiä eli ne ovat sopeutuneet äärimmäiseen kuivuuteen ja pystyvät hyväksikäyttämään tehokkaasti sadeveden lisäksi myös ilmakehän kosteutta. Kuivissa olosuhteissa jäkälän aineenvaihdunta hidastuu rihmastojen kuivuessa ja näin myös suurien lämpötilojen vaihtelun (talvella kylmyys, kesällä paahde) sietokyky kasvaa. (Odland ym., 2018). Poikilohydrisyyteen kuuluu myös pitkän kuivuuden jälkeen vedelle altistuttaessa nopea veden hyödyntämiskyvyn elpyminen ja aineenvaihdunnan käynnistyminen (Büdel & Scheidegger, 1996).

Jäkälien fotosynteesikyky on mukautunut pohjoisen mataliin lämpötiloihin, ne kykenevät fotosynteesiin hyvin alhaisissa lämpötiloissa (-5—10°C) ja näin maksimoimaan fotosynteesituotantoaan koko pohjoisen lyhyen kasvukauden ajan. Jäkälät voivat saavuttaa optimifotosynteesitehon varsin matalissa lämpöasteissa, 0-15 °C paikkeilla. (Odland ym., 2018).

Jäkälien metabolia tuottaa jäkälälajeille ominaislaatuisia fenoliyhdisteitä, kuten usniinihappoa, jonka antibakteerisia ominaisuuksia on käytetty kansanlääkkeissäkin hyväksi (Stenroos ym., 2011). Joidenkin sekundaariyhdisteiden uskotaan toimivan puolustusaineina herbivoreja vastaan (Gadea ym., 2018) tai allelopaattisesti, inhiboiden kasvien kasvua (Oksanen, 1984; Odland ym., 2018).

### 3.3 Toiminnallisia rooleja ekosysteemeissä

Poronjäkälien (valkoporonjäkäla [*Cladonia arbuscula*], mietoporonjäkäla [*C. mitis*], harmaaporonjäkäla [*C. rangiferina*] ja palleroporonjäkäla [*C. stellaris*]) muodostamat paksut jäkäläpeitteet ovat merkittävä osa pohjoisten ilmastovyöhykkeiden ekosysteemejä. Esimerkiksi Kuolan niemimaan paksut poronjäkäläpeitot suojaavat maanpintaa ilmansaasteiden laskeumilta ja hidastavat näin laskeumien haitallisten yhdisteiden päätymistä maaperään. (Väre ym., 1995). Vaaleana hohkaava jäkäläkerros myös heijastaa auringonsäteitä takaisin muodostaen albedo-ilmiön, mikä hidastaa maanpinnan lämpenemistä. Lisäksi tiivis jäkäläkerros sammaleen kanssa toimii tehokkaasti lämpöä eristävänä kerroksena, joka vaikuttaa maaperän lämpötilan säilymiseen alhaisena ja sitä kautta ikeiroudan säilymiseen. (Odland ym., 2018). Maaperän alhainen lämpötila vaikuttaa sekä perustuotantoon että lumipeitteen syntyyn ja kestävyysyteen yhdessä muiden ilmastollisten tekijöiden kanssa (Olofsson ym., 2004).

Poronjäkälien verhoamat jäkäläkankaat suojaavat tehokkaasti myös hyvin ohuen humuskerroksen omaavien hiekkapohjaisten karukkokankaiden maaperää tuulen ja sateiden aiheuttamalta eroosiolta (Ahti, 1977; Suominen & Olofsson, 2000; Odland ym., 2018). Paksulla jäkäläpeitteellä voi olla haitallisia vaikutuksia puiden uudistumiseen (Mallik & Kayes, 2018).

Jäkälät toimivat pioneirilajeina, ne ovat ensimmäisten lajien joukossa asuttamassa uusia tai vastapaljastuneita kasvualustoja. Kserofyyttiset ominaisuudet auttavat niitä kukoistamaan karuilla ja kuivilla kasvualueilla, joissa kilpailua elintilasta muuten on vähän. Jäkälät sekä sammalet ovat osana muuttamassa paljastuneen maanpinnan ominaisuuksia

suosiollisemmaksi myös sukkessiota seuraaville heinille sekä muille putkilokasveille, kuten varvuille. (Gutiérrez-Larruga ym., 2020).

Jäkälillä on suuri rooli ekosysteemiensä ravinnekierrossa niiden sitoessa ilmakehän hiiltä sekä syanobakteerisymbioosin tapauksessa myös typpeä, jotka päätyvät jäkälän elinkierron myötä maaperään. Jäkälät parantavat näin maaperän laatua ja lisäävä typen saatavuutta kasveille muuttaessaan sen orgaaniseen muotoon. (Rikkinen, 2013; Stenroos ym., 2011; Gutiérrez-Larruga ym., 2020).

## **4 Muutokset ympäristössä ja niiden vaikutukset jäkäläyhteisöihin**

### **4.1 Jäkälät bioindikaattoreina**

Jäkälät ovat herkkiä muutoksille niiden symbionttisen rakenteensa myötä. Yhteyttävä leväosakas ja rihmastollisen sekovarren muodostava sieniosakas muodostavat toiminnallisen kokonaisuuden, jonka tasapaino voi kuitenkin horjua esimerkiksi ravintotekijöiden muuttuessa toista symbionttia suosiviksi. Jäkälän rihmamainen, huokoinen rakenne ilman juuristoa ja suojaavaa kutikulaa altistaa jäkälän myös ilmanlaadun muutoksille. (Büdel & Scheidegger, 1996; Stenroos ym., 2011).

Jäkälälajeja voidaan pitää indikaattoreina ympäristötekijöille, niistä voi olla hyötyä ilmanlaadun, vanhan metsän habitaattien sekä ilmaston lämpenemisen tarkkailussa (Matos ym., 2017; Gutiérrez-Larruga ym., 2020). Ilmastonlämpenemisen aiheuttamat muutokset lämpötilan nousuna ja kuivuuden lisääntymisenä näkyvät joidenkin jäkälälajien, kuten jauhehankajäkälän (*Evernia mesomorpha*) määrän vähenemisenä (Stenroos ym., 2011; Smith ym., 2018).

#### **4.1.2 Metsätalous**

Metsätalous vaikuttaa boreaalisen vyöhykkeen jäkälien asuttamiin metsähabitaatteihin muuttamalla kasvupaikan mikroilmastoa sekä valo-olosuhteita. Metsien ojitukset kuivattavat

habitaatteja ja lajit kuten takkuhankajäkälä (*Evernia divaricata*) ja harmaanokijäkälä (*Acolium inquinans*) katoavat ojitetuilta alueilta. (Stenroos ym., 2011). Metsähakkuut vähentävät latvuston peittävyttä ja altistavat tottumattomat lajit auringon valolle ja kuivuudelle, esimerkiksi jauhehankajäkäläesiintymien heikkeneminen näkyy kuivuvilla metsäalueilla (Boudreault ym., 2013; Smith ym., 2018).

Talousmetsistä kadonneita vanhojen metsien indikaattorilajeja ovat esimerkiksi raidankeuhkojäkälä (*Lobaria pulmonaria*), korpiluppo (*Alectoria sarmentosa*) sekä jauhehankajäkälä (Stenroos ym., 2011).

#### **4.1.3 Ravinnelaskeuma**

Liian suurina määrinä typpi rajoittaa jäkälien kasvua, minkä vuoksi ne toimivat ympäristönsä typpipitoisuuden ilmentäjinä. Jäkälet käyttävät koko pinta-alaansa ravinteiden ottoon, minkä takia ne ovat erityisen herkkiä ilmansaasteille. Typpipitoisuuden nousua voidaan havainnoida suoraan sekovarsiin kerääntyneen typen pitoisuuksilla sekä herkkien jäkälälajien esiintymisen vähentymisellä. Fossiilisten polttoaineiden aiheuttamat ilmansaasteet sekä niiden laskeumat ovat suuri syy ympäristön typpipitoisuuksien nousuun. (Gutiérrez-Larruga ym., 2020). Rikkidioksidi on myös merkittävä jäkälälajien kasvua ja selviytymistä rajoittava kemikaali ilmakehässä, jonka pitoisuudet ovat olleet korkeimmillaan teollisen vallankumouksen jälkeen (Matos ym., 2017; Stenroos ym., 2015).

#### **4.2 Ilmastonmuutos - lämpeneminen ja sadanta**

Ilmastonmuutos näkyy Pohjoisessa Fennoskandiassa kasvillisuuden sekä lumipeitteen dynamiikan muutoksina. Kasvillisuusvyöhykkeet siirtyvät ilmaston lämmetessä kohti pohjoista, minkä seurauksena tunturikasvillisuusvyöhyke on katoamassa. Lumipeitteen määrä vähenee sekä kesto lyhenee, talviaikaisen lumipeitteen raja nousee pohjoisempaan. (Maliniemi ym., 2018; Niskanen ym., 2019).

Vesi on tärkeä tekijä kasvillisuuden levinneisyydessä, se voi olla rajoittava kasvutekijä, mutta myös suurina määrinä stressitekijä. Jäkälät ja tunturikasvit saavat sekä ravinteita että vettä huilaavien sadevesien mukana, mutta huuhtoutumisvaikutus aiheuttaa myös maanpinnan eroosiota, mikä on haitaksi lyhytjuurisille tunturikasveille sekä juurettomille jäkälille. (Kemppinen ym., 2019).

Kemppisen ryhmän (Kemppinen ym., 2019) tutkimuksessa Kilpisjärven tunturiolosuhteissa tarkasteltiin veden vaikutusta tundrakasvillisuuteen, putkilokasvien, sammalien ja jäkälien tasolla. Tuulen pieksemillä tunturipahdoilla kasvavat lajit sietävät pakkasta ja lumipeitteen vähäisyyttä sekä auringonpaahdetta, kun taas painanteet sekä rinteet muodostavat lumenviipymiä, joilla viihtyvät lajit saavat talvisin suojaa paksusta lumipeitteestä ja kesäisin kosteutta vielä pitkään sulavasta lumenviipymästä. Lumenviipymien lajit ovat putkilokasveja sekä sammalia, joiden kasvukausi on lyhyt, mutta biomassan tuotanto tehokasta. Maanpinnan sekä ilman lämpeneminen heikentävät lumipeitteen kestoa ja laatua, mikä johtaa lumenviipymien sekä sulamisvesipurojen vähenemiseen. Näillä ominaislaatuilla habitaateilla elävät lajit kärsivät myös. (Kemppinen ym., 2019).

Ilmaston keskilämpötilan noustessa, haihdunta ja sen seurauksena sadanta lisääntyvät, mutta loppukesien kuivuuden odotetaan lisääntyvän. Kemppisen ryhmän tutkimuksen mukaan vaihtelevat lämpötilat ovat suurempi kasvua rajoittava tekijä sammaleille sekä putkilokasveille kuin vaihtelevat sadantaolosuhteet. Sammaleiden sekä putkilokasvien monimuotoisuuden odotetaan kasvavan lämpötilaerojen tasoittuessa sekä sadannan lisääntyessä ilmastonlämpenemisen myötä. Jäkälät kestävät pohjoisten leveyspiirien suuria lämpötilavaihteluita paremmin (talven pakkasista kesän paahteisiin), mutta lisääntyvä sademäärä on suuri stressitekijä jäkälille. (Kemppinen ym., 2019).

#### **4.3 Poronlaidunnus**

Poronhoito on perinteinen elinkeino Lapissa. Poronjäkälät kuuluvat olennaisena osana kesyporon (*Rangifer tarandus tarandus*) ruokavalioon. Nykymuotoinen poronlaidunnus muokkaa selkeästi pohjoisen Fennoskandian metsien pintakasvillisuutta. Poron kesäravinto koostuu heinistä, kortteista, raatteesta, hanhikeista ja hieskoivun sekä pajujen lehdistä vain

muutamia mainitakseen poron reiluista 200 ravintokasvista. Syksyllä poro syö lisäksi sieniä. Talvella poron ruokavalio koostuu suurimmaksi osaksi lumipeitteen alta löytyvästä jäkälästä, erityisesti poronjäkälästä, varpukasveista sekä puiden oksilla kasvavasta luposta ja naavasta (*Alectoria*, *Bryoria*, *Usnea*). (Nieminen & Heiskari, 1989; Kumpula ym., 2014).

#### **4.3.1 Laidunnuksen vaikutukset**

Kevyellä laidunnuspaineella on todettu myönteisiä vaikutuksia kasviyhteisöjen koostumukseen sekä diversiteettiin. Herbivorien laiduntaessa yksittäiset lajit tai lajiryhmät eivät pääse dominoimaan kasvualustaa, mikä edesauttaa lajien monimuotoisuutta. (Bråthen & Oksanen, 2001; Olofsson ym., 2004). Myös kasvien siementuotanto sekä itäminen voivat lisääntyä häiriön siivittämänä. Laidunnuspaineen vaikutukset riippuvat laidunnuksen intensiteetistä, kestosta sekä ajoituksesta. (Kumpula ym., 2014).

Porojen luontainen vuosittainen laidunkierto vähentää laidunmaiden kasvillisuuden kuormitusta. Pohjois-Norjassa porot laiduntavat kesät rannikon tuntumassa, missä putkilokasvien valtaamat laitumet tarjoavat runsaasti ruokaa ja kestävät kulutustakin paremmin. Talvisin porot siirtyvät tunturien rinteille ja sisämaiden metsiin jäkälä- ja varpuvoittoisille laidunmaille. Ruotsissa porot laiduntavat kesän sisämaan vuoristoissa ja siirtyvät talvilaitumille Pohjanmeren rantojen havumetsiin. (Kumpula ym., 2014). Porojen määrän kasvaessa laidunmaiden kuluminen kuitenkin kasvaa. Luonnollinen laidunkierto ei pääse esimerkiksi Suomessa toteutumaan paliskuntien rajojen rajoittaessa yhä kasvavien poromäärien vuosittaista vaellusta, mikä näkyy poronjäkäläkankaiden vähenemisenä. (Bråthen & Oksanen, 2001; Kumpula ym., 2014). Nykyään poroja myös ruokitaan talvisin lisärehulla, jotta suurien kantojen ylläpitäminen on mahdollista (Turunen ym., 2013).

Jäkälien uusiutuminen on hidasta ja häiriöstä kokonaan toipumiseen voi mennä useita vuosikymmeniä, jopa sata vuotta pohjoisilla kasvualueilla. Huomattavissa on muutos, jossa porojen laiduntamat maat muuttuvat vähitellen jäkälävaltaisista sammalriikkaiksi. (Väre ym., 1995).

Porojen laidunnuksesta ja läsnäolosta tunturikankailla on saatu viitteitä tukemaan hypoteesia herbivorien toimimisesta avainlajina (engl. Keystone herbivore hypothesis) Fennoskandian alueella (Olofsson ym., 2004). Pohjoisilla leveyspiireillä ikirouta hidastaa maaperän sulamista, kylmässä maaperässä mineralisoituminen on hidasta ja typpi on tärkeä kasvien kasvua rajoittava tekijä näillä alueilla. Porojen aiheuttama kova laidunnuspaine lisää ravinteiden kiertoa sekä sitä kautta kasvien primäärituotantoa. Poron ulosteen mukana maaperään päätyvä typpi on putkilokasveille helposti hyödynnettävässä muodossa sekä sen on huomattu lisäävän maanpinnan lämpötilaa, muun muassa kariketta hajottavan mikrobihajotuksen myötä. Näin on havaittavissa merkkejä poron toimimisesta avainlajina jäkäläisten kankaiden muuttumisessa sammalvaltaisiksi kankaiksi, ja sittemmin ruohovartisten dominoiviksi korkean primäärituotannon niityiksi. (Olofsson ym., 2004).

#### **4.3.2 Laidunnuksen vaikutusten tutkiminen**

Poronlaidunnuksen vaikutuksista poronhoitoalueen kasvillisuuteen on tehty paljon tutkimuksia, onhan poronhoito merkittävä ja hyvin näkyvä elinkeino Lapissa. Koeasetelmissa voi olla vaikea erottaa yksittäisen tekijän vaikutuksia jäkälien esiintyvyyteen. Lapissa sekä metsätalous että poronhoito ovat tärkeitä ja laajalle levinneitä elinkeinoja, jotka vaikuttavat suuresti jäkälien esiintyvyyteen, ja joiden yksittäisvaikutuksia on vaikea arvioida maastossa niiden päällekkäisyyksien takia. Porojen laidunnuksen vaikutuksia jäkälien esiintyvyyteen on tutkittu aitauskokeiden avulla. Sopivalta koealueelta on aidattu kontrollialue, johon poroilla ei ole pääsyä sekä merkitään aitaamattomat vertailualat. Onnistunut koeasetelma vaatii tarkkuutta koealojen valinnassa, aidattujen sekä aitaamattomien alojen tulisi olla vertailtavissa keskenään sekä häiriötekijöiden määrän olla minimissään, jotta nimenomaan porojen aiheuttama häiriö voitaisiin kuvata. Lisäksi aitauskokeet vaativat riittävän pitkän ajan, vuosikymmeniä, jotta pitkäaikaisvaikutuksia voidaan tarkastella. Tuloksia mitataan jäkälien biomassan ja peittävyksien arvioinnin mukaan. (Akujärvi ym., 2014).

Jäkälämailla porojen laidunnuksen vaikutuksia tutkitaan monesti juuri porojen talvilaitumella syömien kasvien kulutuksella, mutta myös kesälaiduntamisen aiheuttama tallautumisvaikutus on suuressa roolissa jäkäläpeitteiden kulumiselle sekä maanpinnan



eroosiolle. Laidunmaiden pientyessä poromäärien kasvaessa porot etsivät ruokaa kesäisinkin kuivilla, jäkäläpeitteisillä kankailla talloen kulutukselle herkkiä jäkäläkasvustoja. (Heggenes ym., 2018; Kumpula ym., 2014). Tätä porojen kesälaiduntamisen aiheuttamaa tallautumisvaikutusta olisi varmasti myös syytä tutkia enemmän, jos halutaan parantaa jäkälien säilymismahdollisuuksia.

## **5 Usean globaalimuutostekijän yhteisvaikutus jäkälien esiintymiseen**

Porojen liikalaidunnus harventaa poronjäkäläpeitteitä. Jäkäläpeitteiden väheneminen yhdessä ilmastonlämpenemisen kanssa edesauttaa myös maaperän lämpenemistä ja ikeiroudan sulamista arktisilla alueilla, sekä vuosittaisen routa-ajan lyhenemistä, mikä johtaa ravinnekierron lisääntymiseen sekä heikompaan lumipeitteen muodostukseen talvella. Lisääntyvät sateet sekä lämpimät talvet lyhentävät lumipeitteen kestoa sekä laatua, mikä vaikuttaa myös lumipeitteen suojaaviin ominaisuuksiin, jolloin pakkaselle herkät lajit kärsivät lumipeitteen vähenemisestä. (Olofsson ym., 2004; Heggenes ym., 2018; Kumpula ym., 2014).

Ravinnekierron lisääntyessä sekä routa-ajan ja talvikuukausien lyhentyessä muiden putkilokasvien kuten heinien ja varpukasvien odotetaan lisääntyvän ja syrjäyttävän kilpailuun tottumattomat, matalakasvuiset tunturikasvit sekä jäkälät. Matalakasvuisina ne eivät menesty voimistuvassa valokilpailussa eivätkä selviydy heinäkasvien tuottaman karikkeen peittämällä maanpinnalla. (Corneliessen ym., 2001; Maliniemi ym., 2018). Heinäkasvit hyötyvät porojen laidunnuksen vaikutuksista yhdessä lämpenevän ilmaston kanssa. (Odland ym., 2018).

Poronlaidunnuksella on sekä myönteisiä että haitallisia vaikutuksia kasvillisuuteen pohjoisella Fennoskandian alueella, haitat ja hyödyt liittyvät laidunnuksen paineen intensiteettiin, keston ja ajoitukseen (Kumpula ym., 2014). Tällä hetkellä jäkälävaltaisten luontotyyppien tila on arvioitu voimakkaasti heikentyneeksi Pohjois-Suomessa (Pääkkö ym., 2018).

Jäkälät ovat herkkiä mekaaniselle häiriölle hitaan uusiutumiskykynsä myötä, minkä takia muun muassa jäkälämaiden tallautuminen porojen toimesta on suuri uhka jäkälien peittävyuden säilymiselle. (Akujärvi ym., 2014; Suominen & Olofsson, 2000). Häiriöstä toipumiseen, kuten metsäpalon tai ylilaidunnuksen jälkeen, kuluu vuosikymmeniä. Ahti (1977) esitti boreaalisen jäkäläkankaan sukkessiovaiheet karkeasti: ensimmäiset 1–3 vuotta häiriöstä palautumisessa maa pysyy paljaana, 3–10 vuoden kuluessa rupijäkälät (*Placynthiella oligotropa*, *P. uliginosa*, *Trapeliopsis granulosa*) kasvavat, minkä jälkeen 10–50 vuoden jälkeen torvijäkälät (*Cladonia*) ovat alueen valtalajina. Poronjäkälät kasvavat alueella 30–80 vuotta tuhon jälkeen. Kuluu noin sata vuotta kunnes jäkälävaltaisen kankaan niin sanottu kliimaksivaihe, jolloin palleroporonjäkälä on valtalaji, saavutetaan. (Ahti, 1977; Väre ym., 1995; Odland ym., 2018).

Lisääntynyt turismi ja luontopalveluiden suosio lisäävät myös tallautumisvaikutusta ja eroosiota metsissä ja tunturialueilla. Voinee olla näin mahdollista, että porojen talvirehun seassa sekä turistien kenkien pohjissa kulkeutuvat putkilokasvien siemenet pääsevät levittäytymään uusille arktis-alpiinisille kasvupaikoille. Turusen ym. tutkimuksessa (2013) seurattiin poron talviruokinnan vaikutuksia sub-arktisella sekä boreaalisella kasvillisuusvyöhykkeellä Hammastunturilla kahden talven ajan. Heidän tuloksissaan poronrehun mukana ei havaittu leviävän uusia lajeja ruokinta-alueille, mutta maastosta korjaamatta jätetty heinäkarike edisti jo paikallisen metsälauhan (*Avenella flexuosa*) kasvua. (Turunen ym., 2013).

## 6 Tiivistelmä

Jäkälät ovat omalaatuinen ja monimuotoinen ryhmä, jonka lajit ovat suuressa roolissa pohjoisten kasvillisuusvyöhykkeiden karuimpien kasvualustojen asuttamisessa. Jäkälät muodostuvat sienien sekä yhteyttävän fotobiontin symbioosista, ja jäkälät jaetaan sekovartensa kasvutavan mukaan rupijäkäliin, lehtimäisiin ja pensasmaisiin jäkäliin. Jäkälät lisääntyvät sekä suvullisesti että suvuttomasti, mikä edistää niiden laaja-alaista levinneisyyttä ja sopeutumista erilaisille kasvualustoille. Jäkälät sitovat ilmakehästä sekä hiiltä että syanobakteerin ollessa fotobionttina tyyppä, mitkä päätyvät jäkälän elinkierron kautta

maaperän ravinnekiertoon ja kasveille hyödynnettävään orgaaniseen muotoon. Jäkälat toimivat näin pioneirilajeina vähäravinteisilla kasvualustoilla ja asuttavat habitaattilaikkuja, joilla kilpailua ei ole, kuten kivien pintoja ja puiden kuoria.

Lajien laajan levinneisyyden sekä herkän rakenteen vuoksi sekä paikallistason että globaalien muutosten seuraaminen on jäkälien avulla mahdollista. Ilmaston lämpeneminen muuttaa Fennoskandian kasvillisuusvyöhykkeiden yhteisöjen koostumuksia eteläisempien kasvillisuusvyöhykkeiden siirtyessä pohjoiseen päin. Lämpenevä ilmasto, lyhenevät talvet ja sen myötä lämpenevä maaperä tarjoavat putkilokasveille ja sammalille lisääntyvissä määrin hyvät kasvuolosuhteet pohjoisillakin kasvillisuusvyöhykkeillä, mikä voi vähentää jäkälien menestymismahdollisuuksia. Lisäksi kasvillisuustyyppejä ylikuormittava nykymuotoinen poronlaidunnus lisää sekä jäkäliköiden mekaanista kulutusta, että alueellista primäärituotantoa lannoittamalla laidunalueitaan, mitkä edesauttavat osaltaan maaperän lämpenemistä. Maaperän lämpeneminen vaikuttaa myös ikiroudan säilyvyyteen, mitkä yhdessä vaikuttavat talvisen lumipeitteen muodostumiseen ja keston.

Vuosittaisten lämpötilaerojen tasaantuessa ja talvien lyhentyessä kilpailullisesti heikompi tundrakasvillisuus tulee jäämään alakynteen varpujen ja heinien vallatessa tunturikankaita ja lumenviipymien muuttuessa pikkuhiljaa niityiksi. Jäkäälajit asuttavat edelleen omia ekolokeroitaan kivillä ja puiden kaarnojen pinnoilla, laikuilla, joissa ei ole kilpailua elintilasta. Tutkimukset tunturikasvillisuuden koostumuksista ja muutoksista usean globaalimuutostekijän vaikutuksesta ovat tärkeitä, jotta tätä omalaatuista luontotyyppiä ja sen laajaa lajistoa voitaisiin suojella paremmin myös tulevaisuudessa.

## 7 Viitteet

- Ahti, T. (1977) Lichens of the boreal coniferous zone. *Lichen Ecology* (toim. M.R.D. Seaward), ss. 145–181. Academic Press, London.
- Ahti, T. (1989). Jäkälien määrittäminen (2.). Helsingin yliopisto.
- Akujärvi, A., Hallikainen, V., Hyppönen, M., Mattila, E., Mikkola, K., & Rautio, P. (2014). Effects of reindeer grazing and forestry on ground lichens in Finnish Lapland. *Silva Fennica* vol. 48 no. 3 article id 1153.
- Berbee, M. L., Strullu-Derrien, C., Delaux, P. M., Strother, P. K., Kenrick, P., Selosse, M. A., & Taylor, J. W. (2020). Genomic and fossil windows into the secret lives of the most ancient fungi. *Nature Reviews Microbiology*, 18(12), 717-730.
- Boudreault, C., Coxson, D., Bergeron, Y., Stevenson, S., Bouchard, M., (2013). Do forests treated by partial cutting provide growth conditions similar to old-growth forests for epiphytic lichens?. *Biological Conservation*, 159, 458-467.
- Bråthen, K. A., & Oksanen, J. (2001). Reindeer reduce biomass of preferred plant species. *Journal of Vegetation Science*, 12(4), 473-480.
- Büdel, B & Scheidegger, C. (1996). Thallus morphology and anatomy – teoksessa *Lichen biology*. Nash, T.H.III (toim.) 37-64. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cornelissen, J. H. C., Callaghan, T. V., Alatalo, J. M., Michelsen, A., Graglia, E., Hartley, A. E., ... & Henry, G. H. R. (2001). Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass?. *Journal of Ecology*, 89(6), 984-994.
- Gadea, A., Le Lamer, A. C., Le Gall, S., Jonard, C., Ferron, S., Catheline, D., ... & Charrier, M. (2018). Intrathalline metabolite profiles in the lichen *Argopsis friesiana* shape gastropod grazing patterns. *Journal of Chemical Ecology*, 44(5), 471-482.
- Gavazov, K. S., Soudzilovskaia, N. A., van Logtestijn, R. S., Braster, M., & Cornelissen, J. H. (2010). Isotopic analysis of cyanobacterial nitrogen fixation associated with subarctic lichen and bryophyte species. *Plant and Soil*, 333(1), 507-517.
- Gutiérrez-Larruga, B., Estébanez-Pérez, B., & Ochoa-Hueso, R. (2020). Effects of Nitrogen Deposition on the Abundance and Metabolism of Lichens: A Meta-analysis. *Ecosystems*, 23, 783–797.
- Heggenes, J., Odland, A., & Bjerketvedt, D. (2018). Are trampling effects by wild tundra reindeer understudied?. *Rangifer*, 38. 1. 10.7557/2.38.1.4121.

- Jenkins, B., & Richards, T. A. (2019). Symbiosis: Wolf Lichens Harbour a Choir of Fungi. *Current Biology*, 29(3), R88-R90.
- Kemppinen, J., Niittynen, P., Aalto, J., le Roux, P. C., & Luoto, M. (2019). Water as a resource, stress and disturbance shaping tundra vegetation. *Oikos*, 128(6), 811-822.
- Klein, D. R., & Shulski, M. (2011). The role of lichens, reindeer, and climate in ecosystem change on a bering sea island. *Arctic*, 64(3), 353-361.
- Kumpula, J., Kurkilahti, M., Helle, T., Colbaert, A. (2014) Both reindeer management and several other land use factors explain the reduction in ground lichens (*Cladonia* spp.) in pastures grazed by semi-domesticated reindeer in Finland. *Reg Environ Change* 14, 541-559.
- Maliniemi, T., Kapfer, J., Saccone, P., Skog, A., & Virtanen, R. (2018). Long-term vegetation changes of treeless heath communities in northern Fennoscandia: Links to climate change trends and reindeer grazing. *Journal of Vegetation Science*, 29(3), 469-479.
- Mallik, A., & Kayes, I. (2018). Lichen matted seedbeds inhibit while moss dominated seedbeds facilitate black spruce (*Picea mariana*) seedling regeneration in post-fire boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 427, 260-274.
- Matos, P., Geiser, L., Hardman, A., Glavich, D., Pinho, P., Nunes, A., ... & Branquinho, C. (2017). Tracking global change using lichen diversity: towards a global-scale ecological indicator. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(7), 788-798.
- Nieminen, M. & Heiskari, U. (1989). Diets of freely grazing and captive reindeer during summer and winter. *Rangifer*, 9(1), 17.
- Nirhamo, A., Pykälä, J., Halme, P., & Komonen, A. (2021). Lichen communities on *Populus tremula* are affected by the density of *Picea abies*. *Applied Vegetation Science*, e12584.
- Niskanen, A. K. J., Niittynen, P., Aalto, J., Väre, H., & Luoto, M. (2019). Lost at high latitudes: Arctic and endemic plants under threat as climate warms. *Diversity and Distributions*, 25(5), 809-821.
- Oksanen, J. (1984). Lichen-rich forests and related communities in Finland: ordination and classification studies. *Joensuun yliopiston luonnontieteellisiä julkaisuja*, N:o 1.
- Olofsson, J., Stark, S., & Oksanen, L. (2004). Reindeer influence on ecosystem processes in the tundra. *Oikos*, 105(2), 386-396.
- Odland, A., Sundstøl, S. A., & Bjerketvedt, D. K. (2018). Alpine lichen-dominated heaths: ecology, effects of reindeer grazing, and climate change. A review. *Oecologia Montana*, 27(2), 30-50.

- Pääkkö, E., Mäkelä, K., Saikkonen, A. Tynys, S., Anttonen, M., Johansson, P., Kumpula, J., Mikkola, K., Norokorpi, Y., Suominen, O., Turunen, M. Virtanen, R. & Väre, H. 2018. Tunturit. Julk.: Kontula, T. & Raunio, A. (toim.). Suomen luontotyyppien uhanalaisuus 2018. Luontotyyppien punainen kirja – Osa 1: Tulokset ja arvioinnin perusteet. Suomen ympäristökeskus & ympäristöministeriö, Helsinki. Suomen ympäristö 5/2018. s. 255–313.
- Rikkinen, J. (2013). Molecular studies on cyanobacterial diversity in lichen symbioses. *MycoKeys*. 6. 3–32. 10.3897.
- Ronnåås, C., Werth, S., Ovaskainen, O., Várkonyi, G., Scheidegger, C. & Snäll, T. (2017). Discovery of long-distance gamete dispersal in a lichen-forming ascomycete. *The New Phytologist*, 216(1), 216-226.
- Schmit, J. P., & Mueller, G. M. (2007). An estimate of the lower limit of global fungal diversity. *Biodiversity and Conservation*, 16(1), 99-111.
- Smith, R. J., Nelson, P. R., Jovan, S., Hanson, P. J., & McCune, B. (2018). Novel climates reverse carbon uptake of atmospherically dependent epiphytes: Climatic constraints on the iconic boreal forest lichen *Evernia mesomorpha*. *American Journal of Botany*, 105(2), 266-274.
- Stenroos, S., Ahti, T., Lohtander, K., Myllys, L. & Haikonen, V. (2011). Suomen jäkäläopas. Kasvimuseo, Luonnontieteellinen keskusmuseo. 534 s.
- Stenroos, S., Velmala, S., Pykälä, J. & Ahti, T. (2015). Suomen rupijäkälät. Luonnontieteellinen keskusmuseo Luomus. 453 s.
- Suominen, O., & Olofsson, J. (2000). Impacts of semi-domesticated reindeer on structure of tundra and forest communities in Fennoscandia: a review. *Annales Zoologici Fennici* 37, 233-249.
- Turunen, M., Oksanen, P., Vuojala-Magga, T., Markkula, I., Sutinen, M. L., & Hyvönen, J. (2013). Impacts of winter feeding of reindeer on vegetation and soil in the sub-Arctic: insights from a feeding experiment. *Polar Research*, 32(1), 18610.
- Väre, H., Ohtonen, R., & Oksanen, J. (1995). Effects of reindeer grazing on understorey vegetation in dry *Pinus sylvestris* forests. *Journal of Vegetation Science*, 6(4), 523-530.